УДК 576.895.421

ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НОРНОГО КЛЕЩА IXODES CRENULATUS (IXODIDAE)

© Н. А. Филиппова, И. В. Панова

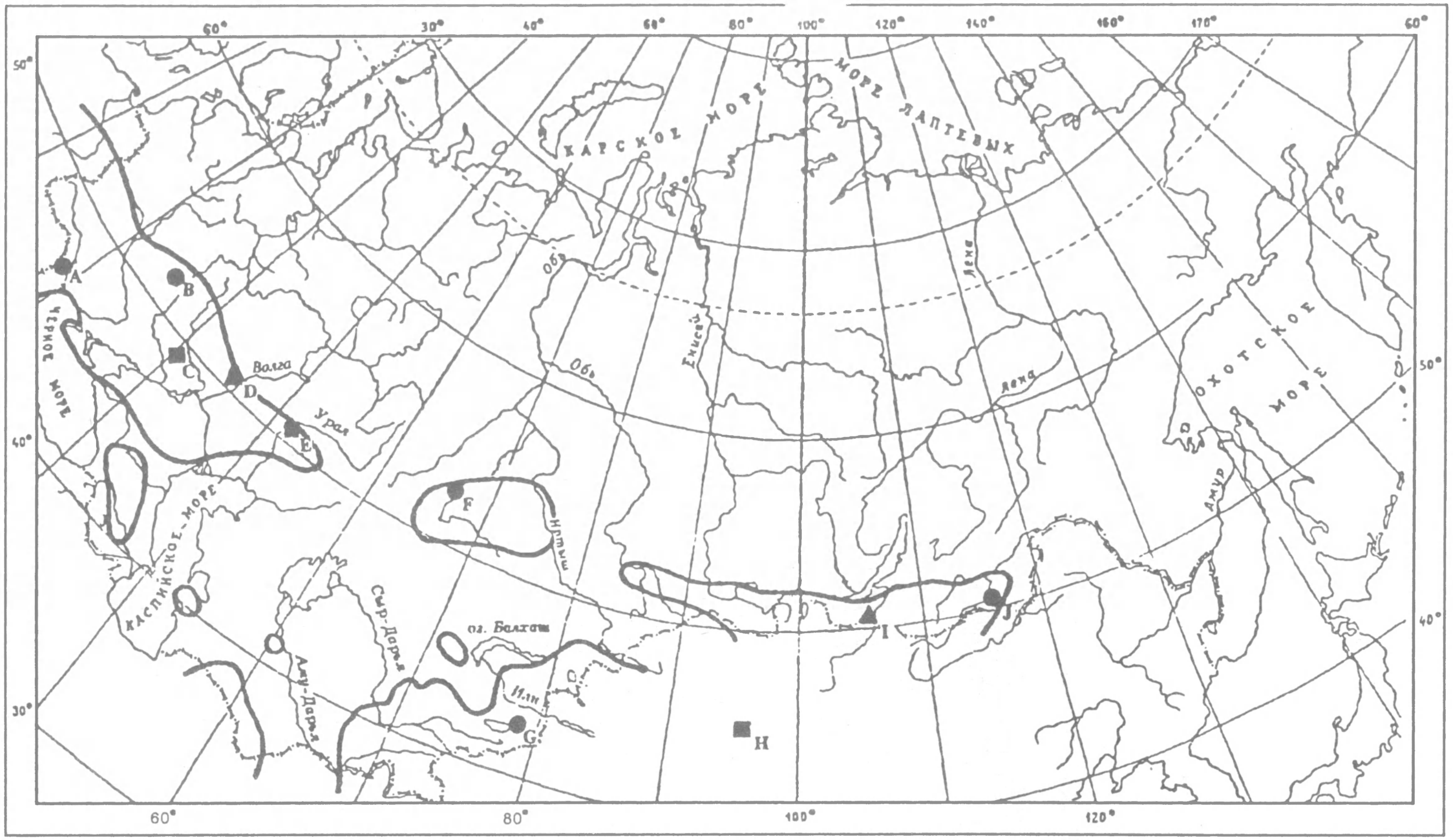
Рассмотрена географическая изменчивость норного паразита *Ixodes crenulatus*. Выявлены комплексы морфометрических признаков, статистически достоверно различающих те или иные совокупности выборок (морфотипы) сразу на всех соответствующих фазах, т. е. проходящие транзитно через весь активный отрезок онтогенеза. Показаны связи групп близких морфотипов или более аберрантных отдельных морфотипов с таксономической принадлежностью основных прокормителей на данной территории видового ареала *I. crenulatus*.

Среди иксодовых клещей Палеарктики виды с гнездово-норным типом паразитизма составляют примерно 20 %, некоторые из них редкие и малоизученные. Однако среди норных иксодид наблюдается значительный диапазон связей с норой млекопитающих или гнездом птиц и их обитателями — хозяевами того или иного вида клеща.

В задачи данной статьи входит анализ географической изменчивости норного клеща *Ixodes crenulatus* Koch, 1844 в пределах его ареала и на этой основе оценка характера внутривидовой дифференциации данного вида.

Почти транспалеарктический ареал *I. crenulatus* в значительной мере дизъюнктивен (см. рисунок). Отдельными пятнами он протянулся от Великобритании и Италии до Восточного Забайкалья, Восточной Монголии, Нань-Шаня (Китай) и от 53—54° с. ш. до Ирана и Афганистана (Филиппова, 1977). Весьма широк диапазон вертикальной приуроченности: от небольших высот до 3600 м над ур. м. Населяет все виды зональных и горных степей, субальпийские луга, полупустыни, реже пустыни; заходит в пределы островных равнинных и кромки горных широколиственных лесов. Первостепенную роль в качестве прокормителей играют сурки и хищные млекопитающие, в норах которых протекает непаразитическая часть жизненного цикла. Как известно, норы сурков и норы хищных млекопитающих имеют сходство по таким характеристикам, как диаметр средней величины, углубленная и удаленная от входа гнездовая камера (что обеспечивает нивелирование в норе суточных и сезонных колебаний температуры и влажности по сравнению с наружными); норы названных прокормителей строятся на хорошо дренированных почвах и защищены от паводков и дождей использованием особенностей рельефа; они долговечны. Между хозяевами *I. crenulatus* на протяжении всего ареала существует трофическая и топическая зависимости в направлении сурок—хищник или мелкий хищник—хищник среднего размера.

В азиатской части ареала основную роль в прокормлении играют сурки (зимоспящие животные). Установлена взаимоадаптированность жизненных циклов *I. crenulatus* и сурков. На тех территориях европейской части ареала *I. crenulatus*, где степной



Ареал *Ixodes crenulatus*, размещение в нем исследованных морфотипов и их распределение по основным хозяевам.

A–J — морфотипы; круг, квадрат, треугольник — исследованы соответственно: все 3 фазы, 2 фазы, 1 фаза. Основные хозяева: A, B — хищные млекопитающие; C–F — *Marmota bobac bobac*; G — *M. baibacina centralis*; H — нет точных данных; I, J — *M. sibirica sibirica*.

Distribution range of *Ixodes crenuatus*, investigated morhotypes, and their main hosts.

сурок (байбак) вымер уже в исторический период,[1] произошла замена хозяев на хищных млекопитающих, в первую очередь — зимоспящих. Еще в плейстоцене ареал байбака охватывал Кавказ, Крым, правобережную Украину и достигал на западе среднего течения Рейна и Нижнедунайской низменности. В недалеком прошлом байбак был широко распространен в степной зоне Украины до 51° с. ш. и в Заволжье до 55° с. ш. (Громов и др., 1965). Процесс замены хозяев продолжается на наших глазах, о чем свидетельствует массовое паразитирование на интродуцированной всего несколько десятилетий назад в Европу енотовидной собаке (Среднерусская возвышенность — коллекции ЗИНа РАН; Молдавия — Успенская, 1987), а также массовый переход на домашних собак в Великобритании, где за последние десятилетия значительно сократилась численность хищных млекопитающих (Arhtur, 1963).

Роль других позвоночных в качестве хозяев — грызунов, насекомоядных млекопитающих, собирающих корм на поселениях сурков птиц, второстепенна. На таких хозяевах обнаруживаются обычно в небольшом количестве лишь преимагинальные фазы, получаемые ими либо при собирании корма на поселениях сурков, либо в результате расселения паразитов в процессе охоты хищников-прокормителей *I. crenulatus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург). Изучены 191 самка, 280 нимф и 137 личинок, представленных 23 выборками. В связи с тем что самцы гнездово-норных паразитов подрода *Pholeoixodes* Sch., 1942 (род *Ixodes* Latr., 1795), к которым принадлежит данный вид, — афаги и могут быть собраны только в результате очень трудоемкой раскопки нор, они представлены в коллекции единичными экземплярами и не могут быть использованы при изучении географической изменчивости. Приводим объем выборок и распределение их по ареалу (латинские буквы после географических названий соответствуют таковым на рисунке и в табл. 1—5; табл. 1, 2, см. вкл.).

Европейская дизъюнктивная территория ареала. 25 самок, 33 нимфы, 33 личинки: Бессарабская возвышенность, окр. с. Страшены (A); *Meles meles* (L., 1758), 10.04.1959; *Vulpes vulpes* (L., 1758), 26.06.1960. 24 самки, 20 нимф, 3 личинки: западные отроги Среднерусской возвышенности, окр. г. Льгов (B); *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834), 13.02.1957, 05.09.1962; домашняя собака, 09.11.1962. 20 самок, 13 нимф: юго-восточные отроги Среднерусской возвышенности, заповедник «Стрельцовская степь» (C); *Marmota bobac* (Muller, 1776), 13.05.1953. 24 самки: Приволжская возвышенность, окр. г. Вольск (D); *M. bobac*, 06.1962. 12 самок, 25 нимф: среднее течение р. Урал, окр. г. Уральск (E); *M. bobac*, 15.07.1949; *V. vulpes*, 01.1953. Североказахстанская дизъюнктивная территория ареала. 11 самок, 35 нимф, 6 личинок: северо-западные отроги Казахского мелкосопочника, окр. пос. Рузаевка (F); *M. bobac*, 03.07, 26.07.1954; *Mustela eversmanni* (Lesson, 1827), 05.1955. Тянь-шаньская и памиро-алайская высокогорная дизъюнктивная территория ареала. 50 самок, 74 нимфы, 60 личинок: Тянь-Шань, хр. Терскей Алатау, восточные отроги (ущелье Кокпак) и Нововознесеновские сырты (G); *M. baibacina* (Katschenko, 1899), 19.05.1952, и его норы, 05.1950. Монгольская дизъюнктивная территория ареала. 26 нимф, 7 личинок: Заалтайская Гоби (H); *Meriones meridianus* (Pall., 1773), 31.07.1978. Восточносибирская дизъюнктивная территория ареала. 9 нимф: западное Забайкалье (I);[2]

---

[1] В отношении альпийского сурка *Marmota marmota* (L., 1758), сохранившегося в настоящее время в Альпах и Высоких Татрах, но имевшего более широкое распространение в позднем плейстоцене, данные об эктопаразитах отсутствуют вообще. Вид сближается с северо-американскими сурками.

[2] Точное место сбора неизвестно, символ на карте поставлен условно.

Таблица 3

Достоверность различий абсолютных размеров некоторых органов в 5 географических точках, представленных всеми активными фазами *Ixodes crenulatus*

Table 3. Significance of differences of absolute sizes of some organs in five geographic locations, including all active stages of *Ixodes crenulatus*

Признак	Сравниваемые выборки	Самка		Нимфа		Личинка	
		t	*k*	*t*	*k*	*t*	*k*
1	A B	5.4	47	5.4	43	2.6	23
1	B J	6.5	47	8.2	27	2.9	22
2	A B	5.5	47	4	39		
2	A G	6.1	73	11.9	67		
2	A J	4.2	48	11	50		
2	B F	3.6	33	8.6	43		
2	B G	10.8	72	15.5	62		
2	B J	8.8	47	14.6	45		
2	F G	3.2	59	4	71		
2	F J	2.4	34	3.6	54		
3	A B	2.2	47	2.6	35	3.4	15
3	A G	4.5	73	5.4	68	6.3	54
3	A J	5.6	48	9.7	50	13.3	38
3	B F	2.7	33	7.1	21	17.9	5
3	B G	5.4	72	8.5	55	8.8	41
3	B J	6.4	47	12.4	37	15	25
3	F J	2.8	34	2.1	36	2.6	28
3	G J	2.4	73	6.2	46	7.5	64
4	A J	3.3	48	5.2	67	4.8	67
4	B F	3.1	33	7.9	49	3.9	6
4	B J	6.4	47	9.4	43	4.7	39
5	A J	3.9	48	12.9	43	3.1	50
5	B F	2.6	33	7.4	34	6.8	8
5	B G	6.8	72	6.1	64	3.6	61
5	B J	7.5	47	9.5	37	4.2	20
5	F G	2.1	59	2.6	68	7.5	65
5	F J	3.6	34	2.8	41	5.4	24
6	A F	16.2	34	16.2	38	16.5	20
6	A G	8.6	73	11.2	68	11.9	56
6	A J	5.8	48	18.3	54	10.9	39
6	B F	5.6	33	18.9	25	18.9	6
6	B G	8.9	72	13.6	55	16.3	42
6	B J	7	47	21.5	41	12.5	25
7	A F	5.5	25	15.2	52	16.4	33
7	A G	10.2	58	19.8	87	13.4	72
7	A J	11.9	34	12.3	57	14.8	56
7	B F	3.4	28	9.6	36	13.2	6
7	B G	5.8	61	11.7	71	10.3	45
7	B J	6.7	37	7.4	41	11.1	29

Таблица 3 (*продолжение*)

Признак	Сравниваемые выборки	Самка		Нимфа		Личинка	
		t	*k*	*t*	*k*	*t*	*k*
8	A G	2.9	73	3.4	74	2.4	59
8	A J	3.2	48	6.9	45	2.2	24
8	B F	2.1	33	6.7	46	13.1	3
8	B G	2.7	72	5.2	69	2.9	47
8	B J	7.3	47	8.7	40	11.1	12
8	G J	5.9	73	4.4	26	3.6	55

Примечание. Номера признаков см. в табл. 1. Здесь и в табл. 4: *t* — значение критерия Стьюдента; *k* — число степеней свободы; признак 2 (перитрема) у личинки отсутствует.

M. sibirica (Radde, 1862), 07.1953. 25 самок, 43 нимфы, 28 личинок: восточное Забайкалье, окр. пос. Даурия (J); *V. vulpes*, 21.06.1943; *M. eversmanni*, 28.06.1943. Все самки и преимагинальные фазы собраны в природе с прокормителей в бóльшей или меньшей степени насыщения. В 5 географических точках (A, B, F, G, J) имеются все активные фазы онтогенеза; в 3 — 2 фазы: самка и нимфа (C, E), нимфа и личинка (H); еще в 2 точках только 1 фаза: самка (D) и нимфа (I). Таким образом, самка представлена в 8 точках, нимфа — в 9 и личинка — в 6 точках.

Таблица 4

Достоверность различий соотношений размеров некоторых органов в 5 географических точках, представленных всеми активными фазами *Ixodes crenulatus*

Table 4. Significance of differences of proportions of some organs in five geographic locations, including all active stages of *Ixodes crenulatus*

Признак	Сравниваемые выборки	Самка		Нимфа		Личинка	
		t	*k*	*t*	*k*	*t*	*k*
1	A G	2.5	73	4.2	63	2	46
2	A B	3	47	2.4	39		
2	B G	3	72	4.9	62		
2	F G	2.3	59	3.4	71		
3	A G	2.8	73	2	66	4.7	38
4	B F	2.5	33	3.9	30	11.9	8
4	B G	4.9	72	2.2	62	10.4	59
5	A G	2.7	58	11.1	65	5	60
6	A B			2.9	32	2.5	15
6	A F			4.6	32	3.3	18
6	A G			7.4	64	7.1	54
6	A J			3.1	49	6.9	33
6	B F			6	16	5.2	5
6	B G			7.9	48	9.5	41
6	B J			4.9	33	9.2	20
7	A B	2.9	47	5.8	25	9	8

Примечание. Номера признаков см. в табл. 2, признак 6 (соотношение длин гипостома) у самки не изучен.

Таблица 5

Географическая изменчивость количества краевых пор перитремы нимфы *Ixodes crenulatus*

Table 5. Geographic variation of a number of marginal spiracle plate pores in nymph of *Ixodes crenulatus*

Географическая точка	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V
Бессарабская возвышенность (A)	26	BCEFGHIJ 28	3.1	0.6	11
Западные отроги Среднерусской возвышенности (B)	19	A CEFGHIJ 30.4	3	0.7	11
Юго-восточные отроги Среднерусской возвышенности (C)	12	AB E G J 25.2	2	0.7	9
Долина среднего течения р. Урал (E)	25	ABC FGH 22.8	2.4	0.5	10
Северо-западные отроги Казахского мелкосопочника (F)	35	AB E G J 25	3.1	0.5	12
Хр. Терскей-Алатау (G)	4	ABCEFHIJ 19.9	2	0.3	12
Заалтайская Гоби (H)	27	AB E G J 24.9	3.1	0.6	12
Западное Забайкалье (I)	9	AB G 23	3	1.1	14
Восточное Забайкалье (J)	3	ABC FGH 22.1	2.4	0.4	11

При обработке материала были использованы методы, примененные нами ранее для получения данных по географической изменчивости и их анализа у видов иксодовых клещей с пастбищным, норным и пастбищно-норным типами паразитизма (Филиппова, Другова, 1985; Филиппова и др., 1993, 1995; Филиппова, Мусатов, 1996; Филиппова, Панова, 1997, 1998а, 1998б).

Для самки и каждой неполовозрелой фазы первоначально было занесено в базы данных 25—30 морфометрических признаков. Значения всех соответствующих признаков у соответствующих фаз перекрываются по всему ареалу. Для характеристики взаимоотношений между выборками были отобраны признаки, показавшие достоверные различия между выборками по критерию Стьюдента при $p = 0.05$, при этом значение коэффициента вариации не превышало 15.5 %. Символика статистических показателей дана по: Лакин, 1980. Исходная морфометрическая информация хранится в ЗИНе РАН в базах данных формата DBF.

Способ измерения органов и их структур соответствует описанному в: Филиппова, 1977.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности проявления географической изменчивости на активном отрезке онтогенеза

Проанализируем распределение по фазам признаков, подверженных географической изменчивости с акцентом на 8 географических точках ареала (см. рисунок), в 5 из которых (A, B, F, G, J) представлены все три активные фазы (самка, нимфа, личинка) и в 3 — только 2 смежные фазы (C, E — самка, нимфа; H — нимфа, личинка). Как видно из табл. 1 и 2 для оценки географической изменчивости согласно методическим подходам, описанным в предыдущем разделе, оставлено 8 признаков, включающих абсолютные размеры органов, и 7 признаков, характеризующих соотношения некоторых параметров органов; значения всех признаков показали статистически достоверные различия между соответствующими фазами в тех или иных географических точках.

Анализ данных табл. 1 и 2 выявляет две особенности статистически достоверно различающихся признаков, существенные для оценки степени внутривидовой дифференциации.[3]

Первая особенность состоит в том, что совокупности выборок из некоторых точек из числа A, B, F, G, J (в которых представлены все фазы) различаются по тому или иному признаку или их сочетанию на всех трех соответствующих фазах[4] одновременно, т. е. дифференциация между географически разобщенными совокупностями выборок по конкретному признаку или нескольким признакам проходит транзитно через весь активный отрезок онтогенеза.

Вторая особенность различий между совокупностями выборок в разных географических точках неразрывно связана с первой и состоит в том, что морфометрические признаки при транзитном характере имеют у всех фаз, как правило, общую размерную тенденцию, что следует из конкретных показателей табл. 1 и 2.

Логично предположить, что такие особенности различий не случайны, а эволюционно закреплены. У ранее исследованных нами по той же методике видов транзитный характер различий морфометрических признаков отмечен для подвидов *I. pavlovskyi* Pom., 1946 и *Haemaphysalis erinacei* Pavesi, 1844, где он сопровождается еще и визуальными дифференциальными признаками не менее чем у 75 % особей половозрелой фазы каждого подвида (Филиппова и др., 1993; Филиппова, Панова, 1998б). У остальных изученных видов, подразделяемых нами на морфотипы (Филиппова, Другова, 1985; Филиппова, Панова, 1997, 1998а), транзитный характер различий дифференциальных признаков выражен гораздо слабее, а визуальные различия особей половозрелой фазы отсутствуют.

По абсолютным размерам транзитный характер различий между совокупностями выборок прослеживается по следующим признакам (табл. 1). По длине скутума — A от B; B также и от J. По сумме диаметров перитремы — A от B, G, J; B также и от F, G, J; F также и от G, J. По длине гнатосомы — A от B, G, J; B также и от F, G, J; F также и от J. По ширине гнатосомы — A от J; B от F и J. По длине II—III члеников пальп — A от J; B от F, G, J; F также от G и J. По длине и ширине гипостома — A и B от F, G, J. По длине лапки I — A от G и J; B от F, G, J, G от J. Из табл. 2 следует, что по соотношению параметров отличаются совокупности выборок из следующих точек. По соотношению диаметров: анального кольца — A от G, перитремы — A от B, B также от E, G; C и F от G. По соотношению длины и ширины: гнатосомы A от G, G также от J, II—III члеников пальп — B от F и G, гипостома — A от G, лапки I — A от B. Как видим, по соотношениям транзитный характер различий охватывает меньшее число как признаков, так и точек.

Анализ еще трех совокупностей выборок, содержащих 2 смежные фазы — самку и нимфу (C и E) и нимфу и личинку (H), показывает, что они имеют дифференциальные признаки транзитного (для двух фаз) характера из числа подробно рассмотренных выше (табл. 1, 2, 5). Не исключено, что хотя бы часть признаков транзитного характера для двух фаз сохранит свои дифференциальные свойства при пополнении совокупностей недостающей в нашем материале третьей фазой.

Таким образом, на примере совокупностей выборок из 8 географических точек видового ареала мы убедились в существовании довольно широкого круга дифференциальных транзитных признаков с одинаковой размерной направленностью в онтогенезе. Следует отметить, что такие признаки выявлены у широкого круга структур, включая идиосому (скутум, перитрема, анальный клапан), гнатосому (основание гнатосомы, пальпы, гипостом), ноги (лапка I).

---

[3] Далее в целях краткости изложения эпитет «статистически достоверные» опускается и речь будет идти только о статистически достоверных различиях. Термины «дифференциальный», «дифференциация» подразумевают также только такие различия.

[4] По параметрам перитремы за отсутствием ее у личинки — по самке и нимфе.

Табл. 1, 2, 5 свидетельствуют о том, что имеется также большое количество дифференциальных внутривидовых признаков на соответствующих отдельных фазах онтогенеза в пределах 8 рассмотренных совокупностей выборок плюс двух выборок, содержащих только самку (D) и только личинку (I).

Морфологическая дифференциация в ареале на основе признаков транзитного характера и отдельных активных фаз

Проанализируем теперь особенности морфологической дифференциации в ареале. Степень межтерриториальных различий совокупностей выборок складывается из таких показателей, как общее количество дифференциальных признаков для соответствующих фаз и особенно количество транзитных дифференциальных признаков с одинаковой тенденцией в онтогенезе, значимость критерия Стьюдента при этом. Мы имеем возможность сравнивать с учетом всех перечисленных показателей совокупности выборок из 5 географических точек (см. рисунок; табл. 1—5).

Анализ табл. 1 и 3 показывает, что по абсолютным размерам совокупность выборок из западных отрогов Среднерусской возвышенности (B) отличается по наибольшему числу транзитных признаков с одинаковой тенденцией в онтогенезе от каждой из 4 остальных совокупностей. От таковых из 3 азиатских точек — долины р. Ишим (Казахского мелкосопочника, F), хр. Терскей Алатау (Северный Тянь-Шань, G) и Восточного Забайкалья (J), представляющих 3 дизъюнктивных территории ареала *I. crenulatus*, различия транзитного характера при сходной размерной тенденции в онтогенезе проявляются соответственно по 7, 6 и 8 признакам. Слабее выражен транзитный характер различий между совокупностями выборок из западных отрогов Среднерусской (B) и Бессарабской возвышенностей (A), представляющих европейскую дизъюнктивную территорию ареала *I. crenulatus*: их различают только 3 таких признака. Совокупности выборок из Бессарабской возвышенности (A) по 7 транзитным признакам отличаются от таковых из Восточного Забайкалья и по 5 — из хр. Терскей Алатау, тогда как с совокупностями из долины р. Ишим транзитный характер различий слабее. Различия транзитного характера между совокупностями из последней точки и таковыми из хр. Терскей Алатау и Восточного Забайкалья охватывают соответственно 2 и 3 признака при нарушении размерной тенденции длины гнатосомы и пальп, что может быть связано и с малым объемом выборок из долины р. Ишим по самке и личинке. Совокупность выборок из хр. Терскей Алатау отличается от таковой из Восточного Забайкалья по 2 транзитным признакам — длине гнатосомы и длине лапки. В отношении транзитных признаков с единой тенденцией, дифференциальных для совокупностей выборок, надо иметь в виду, что некоторые признаки касаются органов, образующих единую функциональную систему (гнатосома в целом, пальпы, гипостом), и могут иметь скоррелированные размеры. Тогда они отражают эволюционно закрепленную размерную тенденцию сформированного этими структурами более сложного органа.

Степень различия совокупностей выборок по показателям соотношений параметров органов, имеющим транзитный характер с одинаковой тенденцией (табл. 2, 4), заметно ниже, чем таковая по абсолютным размерам. Совокупность выборок из западных отрогов Среднерусской возвышенности (B) отличается от таковой с Бессарабской возвышенности (A) и из хр. Терскей Алатау (G) по двум признакам, а от таковой из долины р. Ишим (F) — только по одному; от совокупности выборок из Восточного Забайкалья (J) отличий транзитного характера нет. Совокупность выборок с Бессарабской возвышенности не имеет отличий транзитного характера от таковых из долины р. Ишим и Восточного Забайкалья, но по 3 признакам отличается от совокупности выборок из хр. Терскей Алатау. Совокупность выборок из долины р. Ишим отличается от таковой из хр. Терскей Алатау одним признаком и не имеет отличий транзитного характера от таковой из Восточного Забайкалья. Совокупность выборок из хр. Терскей Алатау отличается от таковой из Восточного Забайкалья также только одним признаком.

При оценке различий 5 обсуждаемых совокупностей выборок по признакам транзитного характера значения критерия Стьюдента находятся, как правило, в соответствии с количеством дифференциальных признаков сравниваемых выборок. Так, значения критерия Стьюдента (табл. 3, 4) меньше при сравнении выборок в совокупностях из европейских точек (A, B), чем при сравнении каждой из них с таковыми из удаленных азиатских точек (G, J). Значения критерия Стьюдента, как правило, также меньше при сравнении выборок из долины р. Ишим (F) как с двумя европейскими совокупностями (A, B), так и с двумя азиатскими (G, J).

Суммируя данные о различиях в 5 географических точках совокупностей выборок, содержащих самку, нимфу, личинку, следует констатировать неравноценную степень этих различий. Как видим, наибольшая степень различий по транзитным признакам свойственна каждой из европейских совокупностей выборок A и B по отношению к каждой из наиболее удаленных азиатских совокупностей (G, J). Тогда как совокупность выборок из североказахстанского изолята ареала *I. crenulatus* (F) имеет высокую степень различий только от таковой из западных отрогов Среднерусской возвышенности (B), но ослабленную — от остальных совокупностей выборок (A, G, J).

Принимая во внимание изложенные выше представления о характере географической изменчивости, основанные на сравнении признаков у всех фаз одновременно, проанализируем теперь конкретные показатели еще 3 совокупностей выборок, которые содержат только 2 фазы: самку и нимфу — с территории Стрельцовской степи (юго-восточные отроги Среднерусской возвышенности, C) и из долины среднего течения р. Урал (E); нимфу и личинку — из Заалтайской Гоби (H) (см. рисунок; табл. 1, 2).

Прежде всего видим, что четко проявляется транзитный (для двух смежных имеющихся в материале фаз) характер дифференциальных для некоторых совокупностей выборок признаков, касающихся абсолютных размеров и в значительно меньшей мере соотношений. Возможно, что если бы такие совокупности включали и недостающую в материале фазу, то среди них имела бы место дифференциация по всем фазам одновременно.

В географическом плане дифференциация совокупностей выборок из пределов европейской дизъюнктивной территории, содержащих самку и нимфу (C, E), по транзитным признакам с одинаковой тенденцией имеет следующие особенности. Каждая из этих совокупностей почти по всем размерным признакам (табл. 1) отличается от совокупностей из точек A и B европейской дизъюнктивной территории и лишь по одному признаку от таковых из точек F, G, J, относящихся к азиатским изолятам *I. crenulatus*. Тогда как совокупности из C и E не имеют отличий друг от друга транзитного характера. Совокупность выборок из Заалтайской Гоби (H), содержащая нимфу и личинку, также проявляет достаточно высокую степень различия по транзитным признакам по отношению к совокупности из точек A и особенно B, но несколько ослабленную по отношению к таковым из точек G и J; от совокупности выборок из точки F отличается только по одному транзитному признаку.

По показателям соотношений совокупности выборок из C и E имеют малую степень различий по транзитным признакам как от европейских, так и от азиатских совокупностей (табл. 2). Совокупность выборок из C лишь по одному признаку отличается от таковых из точек A, E, G и по 2 — из точки J; тогда как от совокупностей из точек B, F различий нет. Совокупность выборок из точки E по 4 признакам отличается от таковой из точки G, по 2 признакам из точки A и по одному признаку от таковых из точек B, C и J; тогда как от совокупностей из точки F различий нет. Совокупность выборок из Заалтайской Гоби (H) отличается от европейских (A, B) по большему числу признаков, чем от азиатских (F, G, J).

Если по причине ограниченности материала отступить от принципа оценки различий между выборками по транзитным признакам, то выборка из Среднего Поволжья (D), содержащая только самку, по абсолютным размерам (табл. 1) равно в высокой степени отличается от выборок по самке из всех более западных точек

(A—C) и удаленных восточных (G, J) и несколько слабее от самок из точек E и F. По пропорциям органов (табл. 2) эта выборка отличается только по 1—2 признакам от самок из более западных точек B, C и более восточных E, F, G. Выборка из западного Забайкалья (I), содержащая только нимфу, по абсолютным размерам по большому числу признаков отличается от таковых из точек A, B, E, F, J и по 2 признакам от нимф из точек C, G, H; по пропорциям органов нимфальная фаза из западного Забайкалья отличается по 2—5 признакам от всех выборок, за исключением таковой из Заалтайской Гоби, от которой отличается только одним показателем (табл. 1, 2). Таким образом, любая отдельная фаза показывает достаточно четкие географические различия в дополнение к признакам транзитного характера.

Среди органов, те или иные параметры которых служат дифференциальными признаками транзитного характера, особое место занимает перитрема. У иксодовых клещей перитрема развита у нимфы и самки и отсутствует у личинки. Поэтому можно считать, что дифференциальные параметры перитремы с одинаковой размерной тенденцией у нимфы и самки характеризуют весь активный отрезок онтогенеза у 7 совокупностей выборок, включая таковые из точек C и E, где отсутствует личинка. Таким образом, участие этих совокупностей выборок в формировании общих представлений об изменчивости вида в ареале становится более весомым. Дифференциация выборок по параметрам перитремы, приведенным в табл. 1 и 2, воспринимается глазомерно. Пороговым значением разграничения размеров перитремы на 2 группы может служить среднее значение суммы диаметров, у самки равное 430, а у нимфы — 185 мкм. И тогда согласованно у обеих фаз «крупная» перитрема свойственна точкам A—C, E, F, «мелкая» — точкам G и J. Различия в соотношении диаметров улавливаются при значениях до 1.25 и более 1.25. В соответствии с этим перитрема самки воспринимается как удлиненная в точках B, C, J, а как округлая в точках A, E, F, G. У нимфы перитрема всегда удлиненная, но особенно в точках B, C, F. Крупные размеры перитремы нимфы в точках A—C, F сопровождаются бо́льшим количеством краевых пор (в среднем более 25), что легко подсчитать на микроскопических препаратах (табл. 5).

Внутривидовая таксономическая дифференциация *Ixodes crenulatus* в свете территориальных и хозяинных связей

С позиций внутривидовой таксономической дифференциации у иксодовых клещей (Филиппова, 2000) мы рассматриваем каждую совокупность выборок или отдельную выборку, обозначенную на рисунке и в табл. 1—5 латинскими буквами, в качестве морфотипа. От выделения подвидов нас удерживает как недостаточный охват ареала *I. crenulatus* материалом, так и почти исключительно морфометрический характер внутривидовых дифференциальных признаков, хотя и имеющих согласованную тенденцию у всех активных фаз. При этом географические различия прослеживаются более надежно по абсолютным размерам органов (больше признаков транзитного характера с одинаковой тенденцией и выше степень статистической достоверности их различий), тогда как по соотношениям размеров органов они выражены слабее (признаков транзитного характера мало, зачастую их тенденция по ходу онтогенеза нарушена, а степень достоверности ниже).

Здесь уместно отметить, что некоторые морфотипы сформированы совокупностями выборок (G) или отдельными выборками (A, B, E, F, J), происходящими из разных сборов и объединенными за неимением статистически достоверных различий. При этом неоднородными могут быть точки сборов, виды хозяев или время (сезон, год) сборов (с. 267 и 269).

Следует подчеркнуть неравнозначную степень различия выделенных морфотипов на протяжении видового ареала, не всегда соответствующую дизъюнкциям или, наоборот, территориальной близости при отсутствии существенных природных преград. Некоторые морфотипы более аберрантны; некоторые различаются всего по 1—2 признакам. Другими словами, внутривидовую дифференциацию не всегда можно объяснить за счет только географических факторов. Например, в пределах европейской дизъюнктивной территории морфотипы со Среднерусской возвышенности (B, C) резко отличаются друг от друга, тогда как более удаленные — из ее юго-восточных отрогов (C) и из долины р. Урал (E) — имеют только один дифференциальный признак, выраженный одновременно у самки и нимфы. Пополнение материала личиночной фазой, равно и увеличение объема выборок в лучшем случае подтвердили бы это различие, но не внесли бы новых. Самостоятельность двух последних морфотипов принята нами на основании наличия различий по ряду признаков только по самке или только по нимфе.

Учитывая норный образ жизни и тесные биологические взаимоотношения с хозяином, попробуем оценить полученные данные о внутривидовой дифференциации *I. crenulatus* не только с позиций территориальных, но и хозяинных связей.

Ареал *I. crenulatus* почти всецело вписывается в плейстоцен-голоценовый ареал сурков рода *Marmota* Blumenbach, 1779 в Палеарктике. Изученные нами выборки *I. crenulatus* вписываются в область распространения видов группы *M. bobac* — *M. bobac, M. baibacina, M. sibirica*. Логично предположить, что внутривидовая географическая дифференциация *I. crenulatus* шла сопряженно с микроэволюцией основных хозяев — видов группы *M. bobac*. Анализ литературных данных (Громов и др., 1965; Сурки..., 1978; Бибиков, 1989, и др.) показывает широкий спектр межвидовых и внутривидовых особенностей экологии и поведения в группе *M. bobac*. Однако нам не удалось выявить у разных видов этой группы существенных отличий в устройстве и микроклимате гнездовых нор, а также в сезонных и ландшафтных закономерностях ритмов активности, с которыми можно было бы связать внутривидовую дифференциацию *I. crenulatus*. Скорее всего, такие отличия имеются, но не носят дискретного характера. И тогда их индикатором может служить таксономия этой группы. Поэтому представляется целесообразным проанализировать внутривидовую дифференциацию *I. crenulatus* на фоне таксономической принадлежности хозяев и истории формирования их ареалов. Ниже мы опираемся на таксономические связи в этой группе, обоснованные в монографии И. М. Громова с соавт. (1965), содержащей также сведения об ископаемых плейстоценовых видах.

В пределах европейской дизъюнктивной территории *I. crenulatus* имеет неравнозначные хозяинные связи. Самые западные из исследованных морфотипов распространены на территориях (Бессарабская возвышенность, A; западные отроги Среднерусской возвышенности, B), где степной сурок (байбак) *M. bobac* в настоящее время истреблен и *I. crenulatus* паразитирует на хищных млекопитающих, особенно зимоспящих. Но поблизости байбак обитал еще в первой половине XVIII в. (до 51° с. ш. на Украине) или сохранился и в настоящее время лишь отдельными колониями (Воронежская обл. — Каменная степь). Уже эти сведения говорят о том, что рецентных хозяев *I. crenulatus* на данной территории нельзя считать исконными. К тому же известны позднеплейстоценовые-голоценовые палеонтологические находки сурка с обширной территории к западу от Уральских гор вплоть до среднего течения Рейна на севере и Нижнедунайской низменности на юге. Ископаемые европейские *M. bobac* имели черты сходства как с казахским подвидом — *M. b. schaganensis* Bazhanov, 1930, так и с видами *M. himalayana* (Hodgson, 1841) и *M. baibacina*. Можно считать, что повсеместное частичное паразитирование *I. crenulatus* на хищных млекопитающих в результате контактов хищник-жертва послужило преадаптацией для освоения хищных млекопитающих в качестве основных хозяев по мере исчезновения сурков группы *M. bobac* на западе его ареала. Способность *I. crenulatus* к очень быстрому освоению новых хозяев демонстрируется многократно документально зафиксированным паразитированием всех фаз *I. crenulatus* на енотовидной собаке — *Nyctereutes procienoides*, акклиматизация которой в Европе началась в России в 1934 г. (изученные нами выборки из западных отрогов Среднерусской возвышенности; Бессарабская возвышенность — Успенская, 1987).

Как отмечено выше, на Британских о-вах, где население хищных млекопитающих подвержено сильной редукции в результате хозяйственной деятельности человека, *I. crenulatus* перешел к массовому паразитированию на домашней собаке (Arthur, 1963).

Оба западных морфотипа (А, В) характеризуются наибольшими в ареале размерами при высокой степени достоверности различий по многим признакам транзитного характера по отношению ко всем остальным морфотипам. Тогда как друг от друга эти западные морфотипы различаются по меньшему числу признаков транзитного характера, но все же четко (табл. 1, 2).

Восточные морфотипы европейской дизъюнктивной территории (С—Е) находятся в пределах рецентного ареала номинативного подвида *M. bobac bobac* (Muller, 1776). Все исследованные выборки — с этого хозяина. Названной группе морфотипов свойственны различия транзитного характера от западных морфотипов (А, В) почти по всем признакам из числа абсолютных размеров, проявляющим «перепад» в сторону уменьшения, но минимальное число различий от морфотипов из азиатских дизъюнктивных территорий (F, G, H, J). Морфотипы из Стрельцовской степи (С) и из долины р. Урал (Е), несмотря на их удаленность, различаются только по одному признаку транзитного характера (табл. 2).

Таким образом, наиболее резкая граница морфометрических различий транзитного характера проходит через Среднерусскую возвышенность и совпадает с переходом паразитирования *I. crenulatus* на хищных млекопитающих. За таксономическими различиями хозяев (сурки—хищные) кроются многие экологические и поведенческие их различия (не столь глубокая и менее продолжительная спячка, возможно и менее совершенная гнездовая камера с менее нивелированным сезонным температурным режимом у хищных млекопитающих) и естественно физиологические и биохимические характеристики зеленоядных сурков и плотоядных хищных млекопитающих.

Морфотип из североказахстанского изолята ареала *I. crenulatus* — из долины р. Ишим (F) — имеет преобладающие связи также с номинативным подвидом байбака. Но в пограничных с долиной Ишима районах Казахского мелкосопочника имеется и серый сурок, паразитирование на котором части популяции *I. crenulatus* исключить нельзя. Данный морфотип, практически не имея различий от восточноевропейских морфотипов С, Е (и даже только по одной фазе от D) и при наличии различий почти по всем признакам транзитного характера от наиболее западных европейских морфотипов (А, В), достаточно веско отличается и от морфотипов из более восточных изолятов (G, H, I, J) (табл. 1, 2).

Восточноазиатские морфотипы распределяются по 3 дизъюнктивным горным территориям ареала *I. crenulatus*.

Морфотип из хр. Терскей-Алатау (G) паразитирует на подвиде серого сурка *M. baibacina centralis* (Thomas, 1909), широко распространенном в Тянь-Шане. Следует отметить, что этот морфотип изучен по 2 совокупностям выборок, которые происходят из 2 разобщенных точек хр. Терскей Алатау — Нововознесеновских сыртов (3000 м над ур. м.) и северо-восточных склонов в окрестностях г. Нарынкол (2500 м над ур. м.) — и объединены на том основании, что все значения признаков не имеют статистически достоверных различий. Коэффициенты вариации всех признаков у объединенных совокупностей выборок укладываются в диапазон таковых у всех остальных изученных выборок (табл. 1, 2). Морфотипы из Забайкалья (I, J) находятся в пределах распространения номинативного подвида тарбагана *M. sibirica sibirica* (Radde, 1862). Для точки Н в Заалтайской Гоби нет единого мнения о видовой принадлежности обитающих здесь сурков. В пределах группы восточноазиатских морфотипов прослеживаются четкие различия по многим признакам транзитного характера между таковыми из Тянь-Шаня и Забайкалья и сглаженные (которые могли бы быть еще более сглажены при подключении самки) — между морфотипами с каждой из этих дизъюнктивных территорий, с одной стороны, и из Заалтайской Гоби — с другой (табл. 1, 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенность внутривидовой таксономической дифференциации *I. crenulatus* по сравнению с другими видами этого рода — *I. ricinus* (L., 1785), *I. persulcatus* Sch., 1930, изученными нами по той же методике и подразделенными на морфотипы, состоит в том, что первый вид характеризуется значительным количеством таких морфометрических признаков, которые проявляют статистически достоверные различия с единой тенденцией равно на всех активных фазах онтогенеза (транзитно). Дифференциальные морфометрические признаки транзитного характера включают абсолютные размеры, пропорции, отражающие форму органов, и некоторые другие индексы. Морфотипы *I. crenulatus* так же, как и таковые *I. ricinus* и *I. persulcatus*, имеют дифференциальные признаки и на отдельных фазах.

В отношении признаков транзитного характера с единой тенденцией в онтогенезе, т. е. в отношении различий морфотипов по соответствующим признакам сразу на всех фазах, логично предположить, что такое соответствие не случайно, а эволюционно закреплено. В таком объеме транзитный характер статистически достоверных различий морфометрических признаков в ареале не удалось установить у других видов, подразделенных на морфотипы.

I. crenulatus занимает среди 7 видов, которые включают паразитов с пастбищным подстереганием [*I. ricinus* — Филиппова, Панова, 1997, 1998а; *I. pavlovskyi* — Филиппова, Панова, 1998б; *Dermacentor marginatus* (Sulzer, 1776) — Филиппова, Немирко, 1999], норным подстереганием (*Haemaphysalis erinacei* — Филиппова и др., 1993), а также с комбинацией пастбищного и норного подстерегания на протяжении жизненного цикла (*Hyalomma asiaticum* Sch. et Schl., 1929 — Филиппова и др., 1995), особое место в силу коэволюции с основными хозяевами — палеарктическими видами рода *Marmota*. Результаты коэволюции проявляются не только в совпадении ареалов, преимущественном обитании в норах того или иного вида сурков, во взаимоадаптациях жизненных циклов паразита и хозяина, но и в сопоставимости дифференциации морфотипов с географическим аспектом замены видов группы *M. bobac* или же полным выпадением сурков из круга хозяев и переходом паразитирования на хищных млекопитающих. При этом наиболее резкая степень морфологических различий между морфотипами совпадает с полным переходом паразитирования на хищных млекопитающих, произошедшим относительно недавно — в позднем плейстоцене-голоцене. Возможно, это обусловлено тем, что за таксономическими различиями хозяев (сурки—хищные) кроются многие различия среды для *I. crenulatus*, рассмотренные выше.

Наиболее вероятно, что ареал *I. crenulatus* формировался в позднем плиоцене-плейстоцене за счет продвижения из горной Центральноазиатской области на запад вместе с процессом становления видов рода *Marmota* группы *M. bobac*. Более богатый видовой состав и процесс таксономических преобразований в группе *M. bobac* в плейстоцене на европейско-казахстанско-сибирской территории ареала подтвержден палеонтологией (Громов и др., 1965). На этой территории история формирования современных ареалов видов группы *M. bobac* была тесно связана с возникновением и развитием постгляциальных ландшафтов (Зимина, Герасимов, 1980). На основании совокупности данных межвидовой и внутривидовой таксономии (включая ископаемые формы), возможности гибридизации, например *M. bobac* и *M. baibacina*, в зоне симпатрии в Казахском мелкосопочнике, и некоторых других фактов в отношении группы *M. bobac* существует единодушное мнение о том, что процесс видообразования в ней продолжается и в настоящее время. Из других фактов, повлиявших на формирование ареала *I. crenulatus*, следует отметить роль хищных млекопитающих и антропогенные воздействия. Хищные млекопитающие, подверженные различного рода миграциям, имеющие сходного с сурками типа собственную нору или использующие чужие норы среднего диаметра, сыграли, вероятно, и, как показано выше (с. 265, 267, 275, 276), продолжают играть существенную роль не только в формировании ареала, но и в перемешивании популяций *I. crenulatus* (от одной колонии сурков к другой). Поэтому внутривидовая дифференциация *I. crenulatus*, по-видимому, мало зависит от такого изолирующего фактора, как нора хозяина. Об этом свидетельствует почти полное совпадение морфометрических, счетных и других морфологических показателей в объединенных по этой причине выборках (с. 267, 269), относящихся к отстоящим точкам сбора даже в горных ландшафтах Тянь-Шаня, а также сборам в разные годы, с разных хозяев и т. д. Антропогенные воздействия сказались на ареале *I. crenulatus* также неоднозначно: с одной стороны, распашка степей или выпасы, урбанизация и др. сократили области распространения сурков, с другой, как показано выше, — паразитирование на домашней собаке, интродукция потенциальных хозяев и т. п. могут способствовать расширению ареала паразита (при наличии достаточных природных условий) вплоть до урбанизированных территорий.

Резюмируя все материалы статьи, приходим к заключению, что внутривидовая таксономическая структура *I. crenulatus*, выражающаяся в существовании на протяжении ареала статистически достоверно различающихся морфотипов, отражает как географические особенности ареала, так и таксономический аспект связей с хозяевами. На европейско-казахстанской части ареала характер различий морфотипов наиболее разнообразен: от в значительной мере аберрантных западных, вторично связанных паразитированием с хищными млекопитающими, до очень незначительно различимых восточных, паразитирующих на степном сурке. Влияние на степень различия морфотипов географического фактора уходит здесь на второй план. На центральноазиатской территории ареала *I. crenulatus* различия морфотипов стоят примерно в одинаковой зависимости как от географического фактора, так и видовой принадлежности основных хозяев: серого сурка в Тянь-Шане и тарбагана в Забайкалье.

Исследование поддержано грантом РФФИ 97-04-50094.

Список литературы

Бибиков Д. И. Сурки. М.: Агропромиздат, 1989. 254 с.

Громов И. М., Бибиков Д. И., Калабухов П. И., Мейер М. Н. Наземные беличьи (Marmotinae). М.; Л., 1965. 466 с. (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3. Вып. 2).

Зимина Р. П., Герасимов И. П. История рода сурков Marmota и роль перигляциальных условий ледникового периода в его формировании и распространении // Сурки. Биоценотическое и практическое значение. М.: Наука, 1980. С. 5—23.

Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биологич. спец. вузов. М., 1980. 293 с.

Сурки. Распространение и экология. М.: Наука, 1978. 222 с.

Успенская И. Г. Иксодовые клещи Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев, 1987. 144 с.

Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л., 1977. 396 с. (Фауна СССР. Паукообразные; Т. 4. Вып. 4).

Филиппова Н. А. Внутривидовая таксономическая структура и идентификация близкородственных видов иксодовых клещей (Ixodidae) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып 2. С. 81—92.

Филиппова Н. А., Другова Е. В. Географическая изменчивость // Таежный клещ Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука, 1985. С. 174—184.

Филиппова Н. А., Мусатов С. А. Географическая изменчивость половозрелой фазы Ixodes persulcatus (Ixodidae). Опыт применения баз данных по морфометрии // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 3. С. 205—215.

Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость половозрелой фазы Ixodes ricinus (Ixodidae) в восточной части ареала // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 5. С. 377—390.

Филиппова Н. А., Панова И. В. Роль преимагинальных фаз в оценке географической изменчивости вида Ixodes ricinus (Ixodidae) // Паразитология. 1998а. Т. 32, вып. 2. С. 105—117.

Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость всех активных фаз онтогенеза как основа для оценки внутривидовой таксономической структуры Ixodes pavlovskyi (Ixodidae) // Паразитология. 1998б. Т. 32, вып. 5. С. 396—411.

Филиппова Н. А., Панова И. В., Мусатов С. А. Таксономическая структура политипического вида Haemaphysalis erinacei (Ixodidae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 3. С. 193—215.

Филиппова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. Таксономическая структура политипического вида Hyalomma asiaticum (Ixodidae) // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 2. С. 65—82.

Arthur D. R. British ticks. London: Butter-Worths. 1963. 213 p.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 22.12.1999

INTRASPECIFIC DIFFERENTIATION OF NEST AMBUSHING TICK IXODES CRENULATUS (IXODIDAE)

N. A. Filippova, I. V. Panova

Key words: Ixodidae, *Ixodes crenulatus*, geographic variation, intraspecific pattern, morphotype, host-parasite relationships.

SUMMARY

In four extensive disjunct areas of the distribution range of *Ixodes crenulatus* Koch, 1844 complexes of samples in 8 locations, and separate samples in two locations have been studied (fig.). Morphological characters (sizes of organs of idiosoma, gnathosoma, legs, as well as some proportions of organs), which show statistically significant differences between complexes of samples on all corresponding stages of ontogenesis were revealed (tabl. 1, 2). Statistically significant differences were determined by Student's criterion (tabl. 3, 4). We use the term «transit» characters to denote these characters if they have to addition a similar tendency at all stages of ontogenesis. Complexes of samples showing statistically significant differences of transit characters are considered by us as morphotypes. Apparently these differences of morphotypes were formed evolutionally. In European disjunct area morphotypes divided into two groups on the basis of the degree of differences: western (A, B), and eastern (C, D, E). Degree of differences of morphotypes within each group is low, whereas one between of these two groups is high and corresponds to differences of morphotypes A, B from all Asian morphotypes (F, G, H, I, J), and of morphotypes C, D, E from Asian ones in mountain disjunct areas *I. crenulatus* (G, H, I, J). At the same time Eastern-European complex of morphotypes (C, D, E) is morphologically similar to the morphotype from North-Kazakhstan disjunct area (F). All Asian morphotypes have high degree of differences one from the other. Species of the genus *Marmota* are initial hosts of *I. crenulatus*, they retain the main role as hosts in Eastern-European and Asian morphotypes: C, D, E, F — *M. bobac bobac* (Muller, 1776), G — *M. baibacina centralis* (Thomas, 1909), I, J — *M. sibirica sibirica* (Radde, 1862). The most aberrant in all characters morphotypes are the ones inhabiting European areas (A, B), where marmotes are exterminated. These morphotypes parasitize on hibernating carnivores.

Вклейка к ст. Н. А. Филипповой, И. В. Пановой

Таблица 1

Географическая изменчивость абсолютных размеров некоторых органов самки, нимфы и личинки *Ixodes crenulatus* (мкм)

Table 1. Geographic variation of absolute sizes of some organs of female, nymph, and larva of *Ixodes crenulatus* (mcm)

Признак		Бессарабская возвышенность (A)					Западные отроги Среднерусской возвышенности (B)					Юго-восточные отроги Среднерусской возвышенности (C)					Среднее Поволжье (D)				
		n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V
1. Длина скутума со скапулами	♀	25	B D 1013	43	8.6	4.2	24	A CDEFG J 1093	59	12	5.4	20	B D F 992	35	7.8	3.5	23	ABC G J 1050	45	9.4	4.3
	N	33	B F J 513	13	2.3	2.6	12	A C EFGHIJ 549	22	6.6	4	3	EFG IJ 523	9	5.4	1.8					
	L	22	B H 307	10	2.2	3.4	3	A H J 323	10	5.7	3.1										
2. Сумма диаметров перитремы	♀	25	BC E G J 466	31	6.2	6.7	24	A CDEFG J 524	41	8.4	7.9	20	AB D FG 434	25	5.6	5.8	23	BC G J 451	30	6.3	6.7
	N	23	BC EFGHIJ 214	13	2.7	6	18	A C EFGHIJ 231	13	3	5.6	7	AB G J 189	13	4.9	6.9					
3. Длина гнатосомы снизу	♀	25	BC E G J 685	22	4.4	3.2	24	A CDEFG J 704	36	7.3	5.1	20	AB D J 663	22	4.9	3.3	20	BC E G J 680	21	4.4	3.1
	N	25	BC EFGH J 418	13	2.6	3.1	12	A C EFGHIJ 427	9	2.6	2.1	8	AB E J 402	9	3	2.1					
	L	15	B FGH J 244	3	0.9	1.4	2	A FGH J 248	1	1	0.6										
4. Ширина гнатосомы снизу	♀	25	BC G J 386	19	3.7	4.8	24	A CD FG J 399	14	2.8	3.5	20	AB DE G 369	16	3.6	4.4	23	BC G J 387	21	4.3	5.4
	N	42	BC EFG J 238	7	1.1	3.1	18	A C EFGHIJ 257	11	2.6	4.4	13	AB H 227	8	2	3.4					
	L	31	F H J 143	3	0.6	2.1	3	F H J 145	2	1.2	1.4										
5. Длина II—III члеников пальп	♀	25	BC E G J 379	18	3.6	4.8	24	A CDEFG J 397	16	3.3	4	20	AB D FG 356	14	3.1	3.9	23	BC E G J 383	20	4.1	5.2
	N	22	C EFGHIJ 236	7	1.6	3.2	16	C EFGHIJ 239	11	2.9	4.8	10	AB E J 219	5	1.7	2.4					
	L	33	B F H J 133	4	0.6	3.3	3	A FGH J 140	4	2.4	2.9										
6. Длина гипостома	♀	25	BCDEFG J 347	12	2.4	3.5	24	A CDEFG J 359	19	3.9	5.3	20	AB D 323	16	3.5	4.9	20	ABC E G J 335	12	2.5	3.6
	N	25	C EFGHIJ 212	5	1.1	2.5	12	C EFGHIJ 213	3	0.8	1.3	8	AB EF H J 199	5	1.7	2.4					
	L	17	B FGH J 123	3	0.7	2.2	3	A FGH J 122													
7. Ширина гипостома	♀	18	CDEFG J 175	6	1.4	3.5	21	CDEFG J 171	11	2.5	6.7	17	AB J 159	9	2.3	5.9	7	AB J 160	7	2.6	4.3
	N	32	C EFGHIJ 122	5	0.9	3.9	16	A C EFGHIJ 119	5	1.4	4.5	9	AB E G I 105	2	0.8	2.3					
	L	30	FGH J 73	4	0.7	4.9	3	FGH J 72	1	0.8	2										
8. Длина лапки I	♀	25	BCD G J 545	23	4.6	4.2	24	A CDEFG J 575	21	4.3	3.6	20	AB DEFG 531	19	4.3	3.6	23	ABC J 560	20	4.1	3.5
	N	27	C EFGHIJ 308	10	2	3.3	22	C EFGHIJ 312	8	1.8	2.7	10	AB 295	10	3	3.3					
	L	15	B FGH J 208	5	1.2	2.2	3	A FGH J 215	1	0.8	0.7										

Признак		Долина среднего течения р. Урал (E)					Северо-западные отроги Казахского мелкосопочника (F)					Хр. Терскей-Алатау (G)				
		n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V
1. Длина скутума со скапулами	♀	12	B 1025	58	16.7	5.7	11	BC G J 1049	53	16.1	5.1	50	B D F 1007	43	6	4.2
	N	17	BC H J 506	19	4.7	3.8	26	ABC G J 500	18	3.5	3.5	43	BC F J 508	15	2.3	3
	L											56	H J 312	10	1.3	3.2
2. Сумма диаметров перитремы	♀	12	AB G 442	36	10.3	8.1	11	BC G J 464	47	14	10	50	ABCDEF 417	36	5.1	8.7
	N	16	AB GH J 185	11	2.8	6	27	AB G J 191	18	3	9.3	46	ABC EF HI 175	13	1.9	7.2
3. Длина гнатосомы снизу	♀	12	AB D 656	24	6.9	3.7	11	B J 671	31	9.4	4.7	50	AB D J 658	29	4.1	4.4
	N	16	ABC GHI 384	18	4.4	4.6	11	AB J 393	13	4	3.4	45	AB E J 401	11	1.6	2.6
	L						5	AB G J 214	3	1.6	1.7	41	AB F H J 235	7	1.2	3.2
4. Ширина гнатосомы снизу	♀	12	C G J 390	19	5.4	4.8	11	B G 380	18	5.4	4.7	50	ABCDEF J 361	13	1.9	3.6
	N	23	AB 230	11	2.3	4.8	33	AB J 232	9	1.5	3.8	65	AB H 229	10	1.3	4.4
	L						5	AB G 139	3	1.2	1.9	48	F H J 144	3	0.5	2.4
5. Длина II—III члеников пальп	♀	12	D F 364	15	4.4	4.2	11	BC E G J 381	17	5.1	4.4	50	ABCD F J 370	16	2.3	4.4
	N	13	ABC FGHI 208	6	1.7	3	20	AB E G IJ 215	7	1.5	3.2	50	AB EF J 220	8	1.1	3.6
	L						7	AB G J 122	3	1.1	2.3	60	B F H 131	4	0.5	3.1
6. Длина гипостома	♀	12	AB D 322	13	3.6	3.9	11	AB 324	16	4.8	4.9	50	AB D 320	14	1.9	4.3
	N	16	ABC GHI 185	6	1.4	3	15	ABC GHI 189	4	1	2.1	45	AB EF H J 197	6	0.9	2.9
	L						5	AB GH J 105	2	0.9	1.9	41	AB F H 114	3	0.5	2.9
7. Ширина гипостома	♀	8	AB G J 163	6	2.1	3.7	9	AB J 160	7	2.3	4.3	42	AB E 155	8	1.2	5.1
	N	19	ABC HIJ 102	4	0.8	3.5	22	AB IJ 104	4	0.9	3.7	57	ABC HIJ 102	4	0.5	4
	L						5	AB G 60	1	0.4	1.6	44	AB F H J 63	2	0.3	3.3
8. Длина лапки I	♀	12	BC J 554	30	8.6	5.4	11	BC J 558	21	6.5	3.8	50	ABC J 561	22	3	3.8
	N	12	AB G 291	11	3	3.7	26	AB J 295	9	1.8	3.2	49	AB E J 300	11	1.6	3.6
	L						2	AB G 197	2	1.1	0.8	46	AB F H J 211	7	1	3.2

Признак		Заалтайская Гоби (H)					Западное Забайкалье (I)					Восточное Забайкалье (J)				
		n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V
1. Длина скутума со скапулами													B D F			
	♀											25	988	53	10.7	5.4
			B J					BC					ABC EFGH			
	N	18	512	23	5.4	4.5	9	499	25	8.4	5	17	489	15	3.6	3
			AB G J										B GH			
	L	7	296	10	3.6	3.2						21	305	8	1.8	2.8
2. Сумма диаметров перитремы													AB D F			
	♀											25	426	36	7.2	8.4
			AB E G					AB G					ABC EF H			
	N	25	195	19	3.6	9.1	9	186	11	3.8	6.1	29	177	11	2.2	6.4
3. Длина гнатосомы снизу													ABCD FG			
	♀											25	639	35	7	5.5
			AB E J					B E J					ABC FGHI			
	N	21	398	10	2.2	2.5	9	405	15	7.4	4.7	27	383	13	2.4	3.3
			AB G										AB FG			
	L	7	219	7	2.6	3.1						25	220	8	1.6	3.6
4. Ширина гнатосомы снизу													AB DE G			
	♀											25	369	18	3.7	5
			BC G					B					AB F H			
	N	21	235	9	2	3.9	4	235	7	3.7	3.2	27	228	8	1.6	3.6
			AB G										AB G			
	L	4	136	5	2.5	3.6						38	139	4	0.7	3.2
5. Длина II—III члеников пальп													AB D FG			
	♀											25	358	19	3.9	5.4
			AB E J					AB EF J					ABC FGHI			
	N	20	218	10	2.2	4.5	9	221	6	1.9	2.6	23	210	6	1.2	2.7
			AB G J										AB F H			
	L	5	125	3	1.2	2.1						19	130	3	0.8	2.6
6. Длина гипостома													AB D			
	♀											25	321	18	3.7	5.7
			ABC EFG IJ					AB EF H J					ABC GHI			
	N	23	194	6	1.3	3.2	7	202	8	2.9	3.9	31	186	5	0.9	2.8
			AB FG										AB F			
	L	7	110	3	1.2	2.8						24	112	4	0.8	3.4
7. Ширина гипостома													ABCDEF			
	♀											18	154	4	1	2.9
			AB E G I					ABC EFGH J					AB EFG I			
	N	24	105	5	0.9	4.3	8	112	6	2	5.1	27	107	4	0.8	4
			AB G										AB G			
	L	7	61	2	0.6	2.6						28	61	3	0.5	4.4
8. Длина лапки I													AB DEFG			
	♀											25	520	31	6.1	5.9
			AB J					AB J					AB FGHI			
	N	25	298	12	2.5	4.2	9	294	6	1.9	1.9	20	288	9	2.1	3.2
			AB G										AB G			
	L	7	196	4	1.5	2						11	201	9	2.6	4.3

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 5: n — объем выборки по каждому признаку, $\bar{x}$ — среднее значение, s_x — ошибка среднего, V — коэффициент вариации, %; буквы над цифровой строкой — географические точки, в которых выборки или их совокупности имеют достоверные различия в точке, представленной в данной колонке.

Таблица 2

Географическая изменчивость соотношений размеров некоторых органов самки, нимфы и личинки *Ixodes crenulatus*

Table 2. Geographic variation of proportion of some organs of female, nymph, and larva of *Ixodes crenulatus*

Признак : соотношение		Бессарабская возвышенность (A)					Западные отроги Среднерусской возвышенности (B)					Юго-восточные отроги Среднерусской возвышенности (C)				
		n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V
1. Диаметров анального кольца		BC FG					A DE J					A DE J				
	♀	25	1.3	0.05	0.01	3.6	24	1.26	0.08	0.016	6.1	20	1.25	0.06	0.014	5.2
		C G					C G					AB H J				
	N	16	1.17	0.07	0.018	6	18	1.18	0.06	0.015	5.4	4	1.25	0.05	0.026	4.1
		B FGH					A G J									
	L	9	1.1	0.05	0.016	4.3	3	1.19	0.02	0.012	1.8					
2. Диаметров перитремы		BC J					A EFG					A FG				
	♀	25	1.22	0.09	0.017	7	24	1.3	0.1	0.02	7.5	20	1.28	0.07	0.016	5.5
		B G					A E GHIJ					GH				
	N	23	1.37	0.07	0.014	5	18	1.43	0.08	0.019	5.7	7	1.4	0.06	0.023	4.4
3. Длины и ширины гнатосомы снизу		E G					E G					E J				
	♀	25	1.78	0.08	0.015	4.2	24	1.77	0.08	0.016	4.6	19	1.8	0.07	0.015	3.8
		B EFGH J					A C					B EF H J				
	N	25	1.76	0.07	0.013	3.7	9	1.7	0.08	0.028	4.9	8	1.77	0.06	0.023	3.6
		FGH J					FGH J									
	L	8	1.7	0.04	0.016	2.6	2	1.7	0.01	0.004	0.3					
4. Длины и ширины II—III члеников пальп		BC E					A D FG J					A D G J				
	♀	25	2.15	0.1	0.021	4.8	24	2.06	0.09	0.018	4.4	20	2.08	0.09	0.021	4.5
		EF I					EFG					EF				
	N	21	2.42	0.09	0.02	3.8	14	2.48	0.14	0.037	5.6	10	2.45	0.11	0.034	4.4
		B FGH J					A FGH J									
	L	32	2.6	0.13	0.022	4.9	3	2.7	0.04	0.024	1.5					
5. Длины и ширины гипостома		B G J					A									
	♀	18	1.98	0.09	0.02	4.3	21	2.1	0.13	0.028	6	17	2.03	0.11	0.026	5.3
		C GH					C GH					AB EF IJ				
	N	25	1.74	0.06	0.012	3.5	12	1.76	0.05	0.013	2.6	8	1.89	0.07	0.027	4
		GH J					GH J									
	L	19	1.71	0.06	0.015	3.7	3	1.68	0.04	0.024	2.5					
6. Длин гипостома*		BC EFGHIJ					A C EFGH J					AB E I				
	N	25	1.43	0.17	0.033	12	9	1.22	0.19	0.063	15	7	1.74	0.21	0.081	12
		B FGH J					A FGH J									
	L	15	1.48	0.16	0.042	11	2	1.33	0.07	0.046	4.9					
7. Длины и высоты лапки I		BC G					A DEF					A DEF				
	♀	25	3.34	0.16	0.033	4.9	24	3.49	0.19	0.038	5.3	20	3.48	0.15	0.032	4.2
		B E HIJ					A C FG I					B G IJ				
	N	15	3.1	0.13	0.034	4.3	12	2.81	0.13	0.037	4.5	3	3	0.1	0.06	3.5
		B J					A GH J									
	L	8	2.84	0.07	0.023	2.3	2	2.63								

Признак : соотношение		Среднее Поволжье (D)					Долина среднего течения р. Урал (E)					Северо-западные отроги Казахского мелкосопочника (F)				
		n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V
1. Диаметров анального кольца		BC FG					BC FG					A DE J				
	♀	23	1.31	0.06	0.012	4.3	12	1.32	0.07	0.019	5.1	11	1.25	0.06	0.019	4.9
							G					G				
	N						22	1.22	0.08	0.016	6.3	20	1.20	0.07	0.015	5.6
												A G J				
	L											4	1.18	0.04	0.018	3.1
2. Диаметров перитремы		F					B					BCD G J				
	♀	23	1.27	0.09	0.018	7	12	1.22	0.1	0.03	8.4	11	1.17	0.08	0.023	6.7
							B					GH				
	N						16	1.35	0.08	0.019	5.7	27	1.39	0.1	0.019	7
3. Длины и ширины гнатосомы снизу		E G					ABCD FG					E				
	♀	20	1.76	0.06	0.012	3.3	12	1.68	0.06	0.017	3.5	11	1.77	0.09	0.028	5.3
							A C GHI					A C G J				
	N						15	1.66	0.08	0.021	4.9	10	1.67	0.08	0.025	4.7
												AB G				
	L											5	1.55	0.04	0.016	2.3
4. Длины и ширины II—III члеников пальп		BC E					A D FG J					B E				
	♀	23	2.18	0.1	0.021	4.5	12	2.03	0.08	0.024	4.2	11	2.15	0.1	0.031	4.8
							ABC GHIJ					ABC GHIJ				
	N						13	2.33	0.06	0.017	2.6	18	2.29	0.12	0.028	5.2
												AB GH J				
	L											7	2.3	0.06	0.024	2.7
5. Длины и ширины гипостома																
	♀	7	2.06	0.1	0.04	5.1	8	1.99	0.14	0.05	7.1	9	2.04	0.09	0.03	4.4
							C G					C GH				
	N						14	1.75	0.21	0.057	12	11	1.78	0.06	0.02	3.6
												H J				
	L											5	1.75	0.06	0.025	3.2
6. Длин гипостома*							ABC FG IJ					AB E I				
	N						10	1.99	0.27	0.086	13	9	1.75	0.18	0.06	10.4
												AB H				
	L											5	1.72	0.14	0.062	8.2
7. Длины и высоты лапки I		BC FG J					BC G					BCD G				
	♀	23	3.28	0.12	0.025	3.6	12	3.33	0.23	0.067	7	11	3.39	0.09	0.027	2.7
							A FG I					B E GHIJ				
	N						9	2.83	0.19	0.063	6.6	15	3.02	0.17	0.043	5.5
	L															

Признак : соотношение		Хр. Терскей-Алатау (G)					Заалтайская Гоби (H)					Западное Забайкалье (I)					Восточное Забайкалье (J)				
		n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V	n	$\bar{x}$	s_x	$s_{\bar{x}}$	V
1. Диаметров анального кольца		A DE J															BC FG				
	♀	50	1.27	0.06	0.009	5.1											25	1.32	0.09	0.018	6.7
		AB EF HIJ					C G					G					C G				
	N	49	1.26	0.07	0.01	5.7	11	1.2	0.03	0.01	2.9	7	1.19	0.06	0.023	5.1	15	1.17	0.06	0.017	5.5
		AB F															B F				
	L	39	1.14	0.05	0.008	4.3	5	1.16	0.04	0.016	3.1						16	1.13	0.04	0.01	3.5
2. Диаметров перитремы		BC F J															A FG				
	♀	50	1.23	0.1	0.015	8.4											25	1.3	0.11	0.022	8.3
		ABC F					BC F					B					B				
	N	46	1.32	0.08	0.012	6.2	5	1.34	0.07	0.014	5.3	9	1.35	0.1	0.033	7.3	29	1.36	0.09	0.016	6.6
3. Длины и ширины гнатосомы снизу		AB DE J															C G				
	♀	50	1.83	0.07	0.01	4											25	1.73	0.09	0.018	5.2
		A DEF J					C E					E					A C FG				
	N	43	1.73	0.07	0.01	3.9	9	1.71	0.04	0.01	2.6	4	1.73	0.05	0.023	2.7	26	1.68	0.08	0.015	4.7
		AB F J					B										AB G				
	L	32	1.62	0.04	0.006	2.2	6	1.59	0.04	0.017	2.7						22	1.57	0.06	0.013	3.8
4. Длины и ширины II—III члеников пальп		BC E															BC E				
	♀	50	2.17	0.1	0.013	4.4											25	2.15	0.09	0.018	4.2
		B EF I					EF					A EFG					EF				
	N	50	2.39	0.11	0.016	4.8	7	2.44	0.14	0.033	5.6	8	2.49	0.04	0.014	1.6	22	2.43	0.13	0.027	5.2
		AB F H J					B FG										AB FG				
	L	58	2.42	0.09	0.012	3.9	5	2.51	0.03	0.015	1.3						17	2.5	0.07	0.018	2.9
5. Длины и ширины гипостома		A															A				
	♀	42	2.06	0.13	0.02	6.2											18	2.1	0.12	0.029	5.7
		AB EF HIJ					B FG J					C G					C GH				
	N	42	1.94	0.08	0.013	4.3	21	1.83	0.07	0.016	4	6	1.77	0.09	0.037	5.2	27	1.74	0.09	0.017	5.2
		AB H J					B FG J										AB FGH				
	L	43	1.79	0.06	0.009	3.2	5	2.04	0.07	0.029	3.2						24	1.84	0.09	0.018	4.8
6. Длин гипостома*		AB E IJ					B IJ					A C EFGH J					AB E GHI				
	N	41	1.79	0.22	0.035	12	20	1.78	0.28	0.062	15	4	1.21	0.17	0.085	14	26	1.61	0.25	0.048	15
		AB H					B FG J										AB H				
	L	41	1.84	0.19	0.03	10	7	2.04	0.13	0.049	6.3						20	1.86	0.16	0.036	8.6
7. Длины и высоты лапки I		A DEF															D				
	♀	50	3.48	0.21	0.03	6											25	3.4	0.16	0.031	4.6
		BC EF HIJ					FG					ABC EFG J					A C FG I				
	N	12	3.18	0.21	0.06	6.6	3	2.75	0.15	0.087	5.5	7	2.65	0.09	0.034	3.4	14	2.84	0.19	0.05	6.6
		B G J					B										AB G				
	L	32	2.85	0.09	0.016	3.3	7	2.86	0.1	0.038	3.5						9	2.95	0.06	0.026	2.2

Примечание. * Соотношение длины гипостома от его основания до уровня наибольшей ширины и от этого уровня до вершины.